Bonn. zool. Beitr.	Bd. 46	H. 1—4	S. 275—282	Bonn, Juni 1996

Stellung der oberen Incisivi und Proodontie bei terrestrischen und aquatischen Schermäusen *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758)

Dagmar Kleist

Abstract. The genus *Arvicola* includes a wide spectrum of ecological and morphological forms. Differences in the orientation of the upper incisors — the degree of proodonty — are probably related to different levels of digging activity of these forms. The degree of proodonty was investigated in several age classes in breeding groups of *A. t. scherman* and *A. t. terrestris*. Already as juveniles both subspecies are distinguishable from each other in the degree of proodonty. *A. t. scherman* has a more marked protrusion of the upper incisors. Crossbreeding of both forms was successful in the laboratory.

Key words. Rodentia, Arvicolinae, voles, teeth, incisors, proodonty.

Einleitung

Zur Gattung *Arvicola* Lacépède, 1799 (Rodentia, Arvicolidae, Microtinae) werden nach Matthey (1955, 1956), Reichstein (1963), Spitz & Morel (1972) zwei Arten gerechnet: *A. sapidus* und *A. terrestris*. Das Verbreitungsgebiet von *A. sapidus* umfaßt die iberische Halbinsel sowie Mittel- und Südfrankreich, während Vertreter von *A. terrestris* überwiegend in Nord-, Mittel- und Osteuropa vorkommen. In Mittel- und Südfrankreich und in Nordspanien leben beide Arten sympatrisch. Mit einer Kopfrumpflänge von 120—220 mm (Reichstein in Niethammer & Krapp 1982) sind sie große Wühlmäuse. Das Genus *Arvicola* gestaltet sich ökologisch und morphologisch uneinheitlich, was seinen Niederschlag vor allem bei *A. terrestris* in zahlreichen beschriebenen Unterarten findet. Große Formen mit einer überwiegend aquatischen Lebensweise (*A. t. amphibius*, *A. t. terrestris*) unterscheiden sich von kleineren mit mehr terrestrischer bis ausgesprochen subterraner Lebensweise (*A. t. scherman*, *A. t. exitus*) morphologisch auch in den Schädelproportionen (Reichstein 1963, Heuel 1975, Schreuder 1933). Es soll aber nicht verschwiegen werden, daß andere Autoren, z. B. Heim de Balsac & Guislain (1955), aufgrund morphologischer Merkmale innerhalb von „*A. terrestris*" bis zu vier verschiedene „Arten" definiert haben. Derartige Auffassungen werden in jüngster Zeit wieder aufgegriffen (Musser & Carleton 1993, Zagorodniuk & Peskov 1994).

Von Interesse ist hier der Grad der Schneidzahnkrümmung, welcher mit der unterschiedlichen Grabaktivität dieser Formen in Zusammenhang gebracht wird (Airoldi et al. 1976 in Niethammer & Krapp 1978, 1982, Müller-Böhme 1953, Schreuder 1933). Terrestrische Formen zeichnen sich dabei durch stärkere Proodontie der Incisivi gegenüber aquatischen aus.

Die vorliegende Arbeit untersucht den Proodontiegrad der Incisivi bei Laborzuchten von terrestrischen (*A. t. scherman*) und aquatischen (*A. t. terrestris*) Schermäusen.

Material und Methode

Ausgangstiere für die Zucht von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* waren jeweils Wildfänge aus der Gegend um Stuttgart bzw. Hamburg, die im Tierhaus des Zoologischen Instituts der Universität Bonn gehalten wurden. Zuchtpaare wurden in Terrarien mit den Mindestmaßen 100 x 40 x 40 cm gehalten. Als Einstreu dienten Sägespäne, zum Nisten stand den Tieren Heu zur Verfügung. Als Unterschlupf- und Nistmöglichkeiten haben sich kleine selbstgezimmerte Holzhäuschen, die oben mit einem passenden Deckel abschlossen, als praktisch erwiesen. Das Futter bestand aus einem reichhaltigen Angebot an Obst und Gemüse; besonders im Frühjahr und Sommer und zur Zeit der Jungenaufzucht wurde außerdem viel frisches Gras verfüttert. Jungtiere trennte ich mit zwanzig Tagen von den Weibchen und setzte sie pärchenweise oder zu mehreren in Makrolonwannen mit den Ausmaßen 56 x 34 x 20 cm.

Der Proodontiegrad der oberen Incisivi wurde in Form eines Index gemessen; er entspricht dem von Warmerdam (1982) angewendeten Index I: Proodontieindex = $\frac{\text{Cinc} - \text{Cbl}}{\text{Inc}}$

(Cinc = Condyloincisivlänge: Abstand zwischen dem Condylus occipitalis und der Spitze der Incisivi; Cbl = Condylobasallänge: Abstand zwischen dem Condylus occipitalis und dem Vorderrand der Spalte zwischen den Incisivi entspr. der Symphyse der Prämaxillaria, s. Abb. 1; Inc = Incisivlänge: Abstand zwischen dem Vorderrand der Spalte zwischen den Incisivi und der Spitze der Incisivi).

Jedes Schädelmaß wurde zwei- bis dreimal gemessen und anschließend der Mittelwert gebildet. Die rechnerische und statistische Auswertung erfolgte nach Sachs (1978).

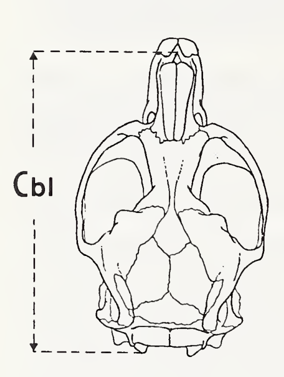


Abb. 1: *Arvicola terrestris scherman*, Schädel in dorsaler Ansicht, nach Warmerdam (1982). Cbl = Condylobasallänge, Erläuterungen s. Text.

Ergebnisse

Zur Messung des Proodontieindex der oberen Icisivi wurden Schädel von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* in verschiedenen Altersstufen (Tab. 1) präpariert und nach der oben beschriebenen Methode vermessen. Bei den Wildfängen handelt es sich um Exemplare, deren Alter mindestens vier Monate beträgt. Aus den Tabellen 1 und 2 und den Abbildungen 2—4 gehen folgende Ergebnisse hervor:

1. Der Proodontieindex beträgt bei 20tägigen *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* —0,048 bzw. 0,103. Der Unterschied ist bereits in diesem Alter signifikant (Tab. 2, Test 1). *A. t. scherman* ist somit gegenüber *A. t. terrestris* durch stärkere Prognathie der Incisivi gekennzeichnet.

2. Der Proodontieindex steigt mit zunehmendem Lebensalter bei beiden Unterarten an. Die durchschnittliche Zunahme vom zwanzigsten bis zum sechzigsten Lebenstag beträgt dabei bei *A. t. scherman* 0,127 (126,11 %), bei *A. t. terrestris* 0,143 (138,14 %).

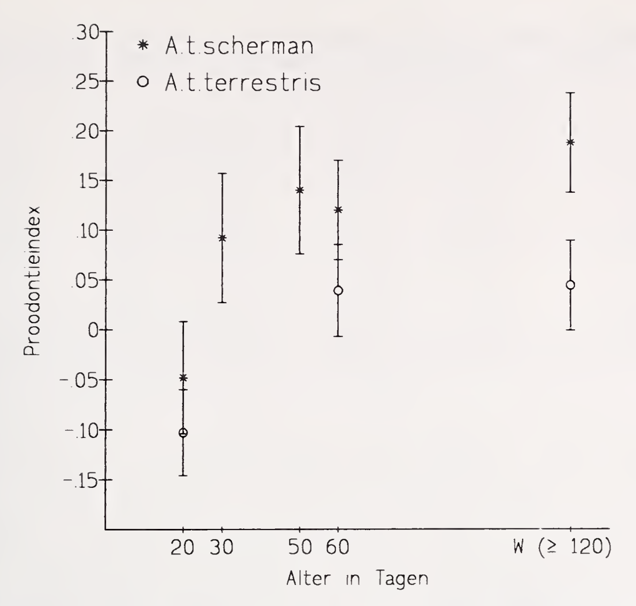


Abb. 2: Regressionsgeraden der Beziehung Cbl = Condylobasallänge und Cinc = Condyloincisivlänge bei *A. t. scherman* und *A. t. terrestris.*

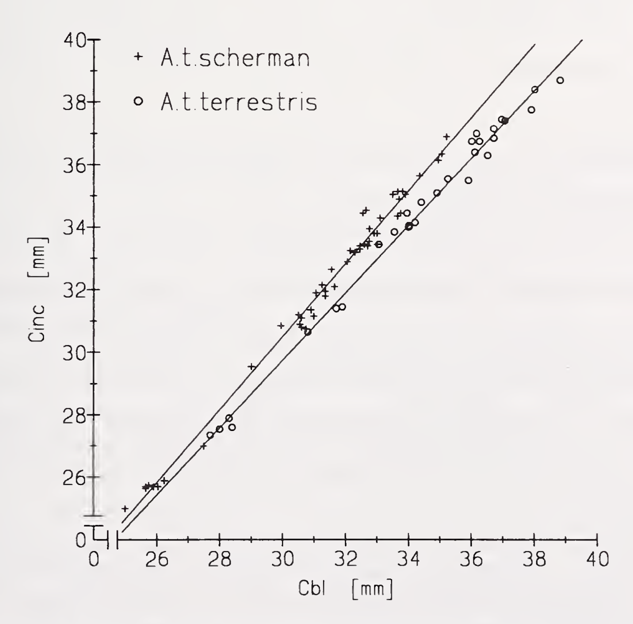


Abb. 3: Mittelwert und Standardabweichung des Proodontieindex bei *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* in verschiedenen Altersstadien; W = Wildfänge, Alter mind. 120 Tage.

Tabelle 1: Proodontiemaße bei *A. t. scherman* und *A. t. terrestris*; Alter in Tagen, $\bar{x}$ = Mittelwert, n = Anzahl, s. d. = Standardabweichung, wild = Wildfänge, Alter mind. 120 Tage.

	Alter	$\bar{x}$	min/max	n	s. d.
A. t. scherman	20	—0,048	—0,125/ 0,014	8	0,056
A. t. scherman	30	0,092	0,0 / 0,176	6	0,065
A. t. scherman	50	0,14	0,065/ 0,224	5	0,064
A. t. scherman	60	0,124	0,067/ 0,195	14	0,05
A. t. scherman	wild	0,187	0,099/ 0,302	16	0,05
A. t. terrestris	20	—0,103	—0,188/—0,036	7	0,042
A. t. terrestris	60	0,039	—0,053/ 0,085	10	0,046
A. t. terrestris	wild	0,044	—0,025/ 0,11	12	0,045

Tabelle 2: Ergebnisse des Student-t-Tests (Konfidenzgrenzen = 95 % Wahrscheinlichkeit); t = Alter in Tagen, wild = Wildfänge, Alter mind. 120 Tage, n. s. nicht signifikant, * = signifikant (p ≦0,05), ** = sehr signifikant (p ≦0,01), *** = hochsignifikant (p ≦0,001).

Test	Testkombination			p
1	*A. t. scherman* 20 t	—	*A. t. terrestris* 20 t	*
2	*A. t. scherman* 20 t	—	*A. t. scherman* 30 t	**
3	*A. t. scherman* 20 t	—	*A. t. scherman* 60 t	***
4	*A. t. scherman* 30 t	—	*A. t. scherman* 60 t	n. s.
5	*A. t. scherman* 50 t	—	*A. t. scherman* 60 t	n. s.
6	*A. t. scherman* 60 t	—	*A. t. terrestris* 60 t	***
7	*A. t. scherman* 60 t	—	*A. t. scherman* wild	***
8	*A. t. terrestris* 20 t	—	*A. t. terrestris* 60 t	***
9	*A. t. terrestris* 60 t	—	*A. t. terrestris* wild	n. s.
10	*A. t. terrestris* wild	—	*A. t. scherman* wild	***

3. 20- und 60tägige Tiere innerhalb einer Unterart unterscheiden sich hochsignifikant voneinander (Tab. 2, Test 3 und 8).

4. Ab einem Alter von 30 Tagen unterscheiden sich terrestrische Tiere nicht mehr signifikant von Tieren der gleichen Unterart (Tab. 2, Test 4). Vergleichende Aussagen für *A. t. terrestris* können wegen zu geringen Zahlenmaterials nicht gemacht werden.

5. Sowohl die 60tägigen Tiere als auch die Wildfänge beider Unterarten unterscheiden sich hochsignifikant voneinander (Tab. 2, Test 6 und 10).

6. Bei *A. t. terrestris* besteht zwischen 60tägigen Exemplaren und den Wildfängen kein signifikanter Unterschied im Proodontieindex. 60tägige *A. t. scherman* und die Wildfänge unterscheiden sich hochsignifikant voneinander (Tab. 2, Test 9 und 7). Die Zunahme des Index beträgt bei *A. t. scherman* 0,063 (51,0 %), bei *A. t. terrestris* 0,005 (12,18 %).

In Abb. 2 sind die Einzelwerte der Condylobasallänge und der Condyloincisivlänge gegeneinander aufgetragen. Die Gleichungen der Regressionsgeraden lauten für *A. t. scherman* f (x) = 1,17x —4,59 und für *A. t. terrestris* f (x) = 1,08x —2,62. Die Korrelationskoeffizienten betragen für *A. t. scherman* r = 0,9943 und für *A. t. terrestris* r = 0,9955. Beide Korrelationen sind hochsignifikant (p ≦0,001).

Tabelle 3: Mittelwert $\bar{x}$, Anzahl n, Standardabweichung s. d. und Variationskoeffizient CV der Condylobasallänge bei Wildfängen von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris*. 1): Warmerdam (1982), 2): Kleist (unveröffentl.). * = insgesamt 329 Schädelexemplare.

	A. t. scherman				*A. t. terrestris*			
	$\bar{x}$ (mm)	n	s. d.	CV	$\bar{x}$ (mm)	n	s. d.	CV
1)	33,3	*	1,25	3,75	36,1	*	1,31	3,63
2)	33,6	16	0,93	2,77	36,9	12	0,87	2,36

Aus der Graphik wird ersichtlich, daß bei steigender Condylobasallänge die Condyloincisivlänge bei *A. t. scherman* relativ mehr zunimmt als bei *A. t. terrestris* und somit auch der Grad der Proodontie der Incisivi.

Diskussion

Bereits Thomas (1919) ermittelte den Proodontiegrad anhand einer einfachen Winkelmessung; diese Methode ist jedoch mit einem hohen Fehler behaftet und daher unbrauchbar. Landrys (1957) Methode, zur Messung den ganzen Incisivus heranzuziehen, birgt in sich methodische Schwierigkeiten und ist nach ihm nur bei genügend hohem Zahlenmaterial anwendbar: „If a large enough sample is used even very rough measurements will yield quite accurate estimates of a mean . . .". Der von Warmerdam (1982) benutzte und von mir übernommene Index basiert auf dem von Corbet et al. (1970) entwickelten Proodontieindex für *Arvicola*. Anstatt des Condylus occipitalis ist bei diesen Autoren der caudalste Meßpunkt der caudalste Punkt des letzten oberen Molaren, während der Vorderrand der Alveole des oberen Incisivus den rostralsten Punkt der Condylobasallänge darstellt.

Wie die vorliegenden Meßergebnisse zeigen, dient die angewendete Meßmethode dem objektiven Vergleich und ersetzt die in der Literatur immer wieder gebrauchten subjektiven Beschreibungen der Prognathie bei *Arvicola*. Die Ergebnisse zeigen, daß sich terrestrische und aquatische Schermäuse in der Stellung der oberen Incisivi voneinander unterscheiden. Die verschieden stark ausgeprägte Grabaktivität der beiden Unterarten findet also durchaus ihr Korrelat in diesem Schädelmaß (s. auch Abb. 4). Ein größerer Proodontiegrad, also ein größerer Krümmungsradius der Incisivi, wird dabei durch die stärkere Prolongation des Prämaxillare im Vergleich zu orthodonten Formen erreicht (Agrawal 1967).

Die bisherigen Schwierigkeiten, dieses Merkmal zur Unterscheidung von Arten bzw. Unterarten heranzuziehen, beruhen zum einen auf meßmethodischen Ursachen. Oftmals wird als vorderer Meßpunkt der Condylobasallänge der Punkt des Austritts des oberen Incisivus aus dem Prämaxillare angegeben und als Incisivlänge der Abstand zwischen diesem Austrittspunkt und der Spitze des Incisivus (Corbet et al. 1970). Der zarte Alveolenrand bricht jedoch leicht aus, was das Meßergebnis verfälschen kann. Der Vorderrand der Spalte zwischen den Incisivi (entspr. der Symphyse der Prämaxillaria) eignet sich besser zur Messung.

Ein weiterer Grund wird in der hohen Variabilität dieses Schädelmerkmals gesehen (Warmerdam 1982, Reichstein 1963). In der Tat liegt der Variationskoeffizient sehr hoch, verglichen z. B. mit dem der Condylobasallänge. Warmerdam (1982) gibt für

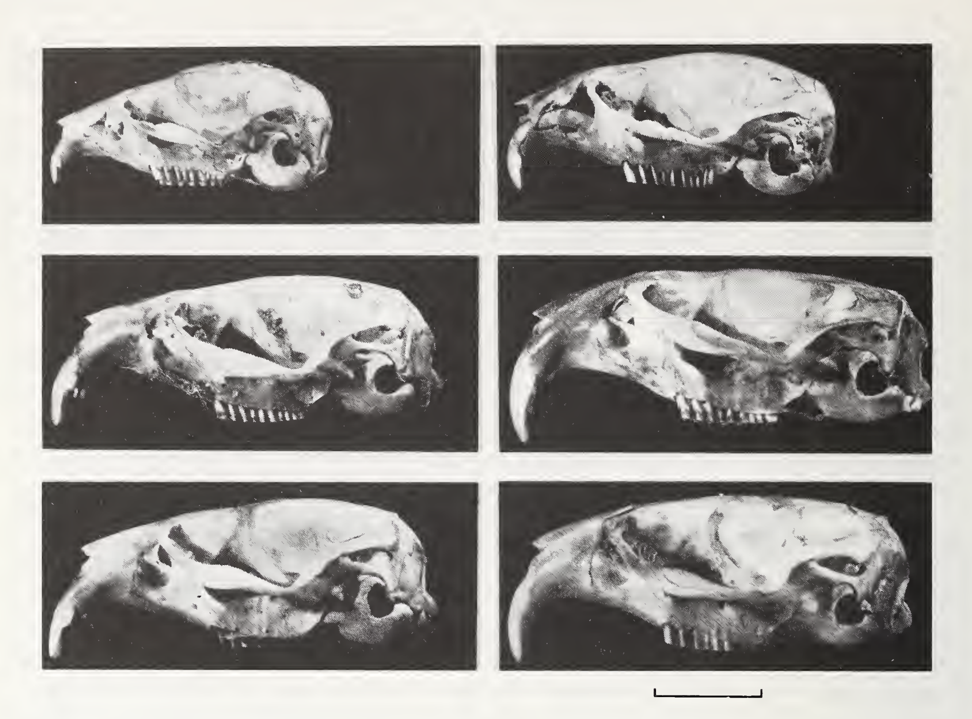


Abb. 4: Schermausschädel (*Arvicola terrestris*) in verschiedenen Altersstufen; Maßstab = 10 mm, linke Reihe von oben nach unten: *A. t. scherman* 20tägig, 60tägig, Wildfang (mind. 120 Tage), rechte Reihe von oben nach unten: *A. t. terrestris* 20tägig, 60 tägig, Wildfang (mind. 120 Tage).

A. t. scherman einen Variationskoeffizienten von 33,3 % und für *A. t. terrestris* von 50 % an. Die Werte in der vorliegenden Arbeit liegen für Wildfänge von *A. t. scherman* bei 26,7 % und für *A. t. terrestris* bei 102,3 %. Zum Vergleich siehe Tabelle 3: den Variationskoeffizienten für die Condylobasallänge gibt Warmerdam (1982) bei *A. t. scherman* mit 3,75 % bzw. bei *A. t. terrestris* mit 3,63 % an. Eigene Berechnungen an den Wildfängen von *A. t. scherman* und *A. t. terrestris* ergaben ähnlich niedrige Werte: 2,77 % bzw. 2,36 %. Aus Tabelle 3 geht weiterhin hervor, daß sich die jeweiligen Mittelwerte für die Condylobasallänge ebenfalls gleichen. Der von Warmerdam (1982) angegebene Proodontieindex von 0,21 ±0,07 für *A. t. scherman* stimmt in etwa mit dem von mir ermittelten Wert für die Wildfänge (0,187 ±0,05, vergl. Tab. 1) überein. Der Wert für *A. t. terrestris* dagegen, 0,12 ±0,06, liegt im Bereich der von mir gemessenen Maximalwerte (max = 0,11, vergl. Tab. 1) und führt bei ihm, im Gegensatz zu den vorliegenden Ergebnissen (Abb. 3), damit zur Überlappung der Wertebereiche.

Der Grund für den unterschiedlichen Index bei *A. t. terrestris* ist, da die Condylobasallängen übereinstimmen, in der unterschiedlichen Incisivlänge und der Condyloincisivlänge zu suchen. Offensichtlich sind es diese beiden Meßstrecken, die hauptsächlich für die schwierige Handhabung des Proodontieindex verantwortlich sind. Die Gründe hierfür sind zum einen, wie oben beschrieben, in meßtechnischen Schwierigkeiten zu sehen. Zum anderen sind die Länge und die Krümmung des Inci-

sivus selber offenbar relativ variabel. Die Ausgangstiere meiner Laborzuchten waren nur vier Pärchen von *A. t. scherman* bzw. zwei Pärchen von *A. t. terrestris*, die jeweils in ganz eng umgrenzten Gebieten gefangen wurden (Kleist 1988). Das genetische Material ist somit recht homogen. Bei Wildpopulationen dürfte mit größeren regionalen Schwankungen zu rechnen sein.

Anhand der eigenen Untersuchungen und der in der Literatur angegebenen Daten ist deshalb zu formulieren: *A. t. scherman* ist generell durch stärkere Proodontie der oberen Incisivi gegenüber *A. t. terrestris* gekennzeichnet. Ob diese bereits während der Ontogenese nachweisbaren Unterschiede im Sinne einer artlichen Differenzierung beider Formen gedeutet werden können, muß allerdings bezweifelt werden, da bereits Bernard (1961) sowie eigene Untersuchungen (Kleist, unveröff.) gezeigt haben, daß die aquatische und die terrestrische Form der Schermaus im Labor mindestens bis zur F_2-Generation kreuzbar sind.

Danksagung

Diese Arbeit widme ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Jochen Niethammer, in aufrichtiger Dankbarkeit. Die Fähigkeit, wissenschaftlichen Problemen mit klaren und gut durchdachten Ratschlägen zu begegnen, verbunden mit einer unnachahmlichen liebenswürdigen Bescheidenheit und der offenbar nie versiegenden ehrlichen Freude an den Erfolgen seiner Studenten machen Herrn Niethammer nach wie vor zu dem besten Lehrer, den ich mir wünschen konnte.

Zusammenfassung

Untersucht wurde der Proodontiegrad der oberen Incisivi bei Laborzuchten von terrestrischen und aquatischen Schermäusen (*A. t. scherman* und *A. t. terrestis*). 20tägige Tiere beider Unterarten unterscheiden sich signifikant, 60tägige Tiere hochsignifikant voneinander. *A. t. scherman* ist dabei die proodontere Form. Der Proodontieindex nimmt mit steigendem Lebensalter zu. Aquatische und terrestrische Schermäuse ließen sich im Labor mindestens bis zur F_2-Generation züchten.

Literatur

Agrawal, V. C. (1967): Skull adaptations in fossorial rodents. — Mammalia 31: 300—312.

Bernard, J. (1961): A propos d'un croisement entre *Arvicola terrestris terrestris* L. et *A. terrestris sherman* Shaw. — Mammalia 25: 120—121.

Corbet, G. B., J. Cummings, S. R. Hedges & W. Krzanowski (1970): The taxonomic status of British Water voles, genus *Arvicola*. J. Zool. 161: 301—316.

Heim de Balsac, H. & R. Guislain (1955): Evolution et spéciation des campagnols du genre *Arvicola* en territoire francais. — Mammalia 19: 367—390.

Heuel, K. (1975): Der Kauapparat terrestrischer und aquatischer Schermäuse (*Arvicola*). — Unveröff. Staatsexamensarbeit, Bonn.

Kleist, D. (1988): Vergleichende Untersuchungen an terrestrischen und aquatischen Schermäusen (*Arvicola terrestris* Linnaeus 1758). — Unveröff. Diplomarbeit, Bonn.

Landry, S. O. (1957): Factors affecting the procumbency of rodent upper incisors. — J. Mammal. 38: 223—234.

Matthey, R. (1955): Nouveaux documents sur les chromosoms des Muridae. Problèmes de cytologie comparée et de taxonomie chez les Microtinae. — Rev. suisse Zool. 62: 163—206.

Matthey, R. (1956): Nouveaux apports à la cytologie comparée des rongeurs. 7. *Arvicola amphibius amphibius* L. — Chromosoma 7: 670—692.

Müller-Böhme, H. (1935): Beiträge zur Anatomie, Morphologie und Biologie der Großen Wühlmaus (*Arvicola terrestris* L., *Arvicola terrestris scherman* Shaw). Gleichzeitig ein Versuch zur Lösung ihrer Rassenfrage. — Arb. Biol. Reichsanstalt — Land- Forstwirtschaft 21: 363—453.

Musser, G. G. & M. D. Carleton (1993): Family Muridae. — Pp. 501—756, in: Mammal species of the World: A taxonomic and geographic reference. Second edition. Eds. Wilson, D. E. & Reeder, D. M. Smsithsonian Institution Press, Washington, D. C.

Niethammer, J. & F. Krapp (1978, 1982): Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 1 und 2/I, Nagetiere I und II. — Aula, Wiesbaden.

Reichstein, H. (1963): Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacépède 1799. — Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. 1: 155—204.

Sachs, L. (1978): Angewandte Statistik. 5. Aufl. — Springer, Berlin, Heidelberg, New York.

Schreuder, A. (1933): Microtinae (Rod.) in the Netherlands, extinct and recent. — Verh. Koningkl. Akad. Wetensch. Amsterdam afd. Natuurk. (Tweede Sectie) 30: 3—35.

Thomas, O. (1919): A method of taking the incisive index of rodents. — Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 4: 289—290.

Warmerdam, M. (1982): Numeriek-taxonomische studie van de twee vormen van de woelrat *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) in Nederland en Belgie. — Lutra 2: 33—67.

Zagorodniuk, I. & V. Peskov (1994): Morphological variability, taxonomy and biogeography of East European water voles, genus *Arvicola*. — Z. Säugetierkunde 59, Sonderheft: 51—52.

Dagmar Kleist, Cäsariusstraße 5, D-53173 Bonn.